3種ロトカ・ボルテラ競争系の共存解の 安定性と特異摂動解析

町	田	憲	彦
細	野	雄	Ξ

(平成15年9月16日提出)

要 旨

本論文は,3種ロトカ・ボルテラ競争系において,2種競争系では見られない周期解やヘテロ クリニックサイクルが現れる数学的構造を解析的,数値的に理解することを目指したものであ る.対称性をもった巡回行列モデルである May-Leonard モデルに摂動パラメータを導入し,得 られた系について,共存平衡解の安定性を解析的に明らかにし,Hopf 分岐が起ることを証明し た.さらに,導入したパラメータの極限において,3種ロトカーボルテラ競争系から2種捕食者 と餌食系が導かれることを形式的特異摂動法により議論し,その妥当性を数値的に検討する.

キーワード:3種競争系,共存平衡解,安定性,ホップ分岐,特異摂動

1. はじめに

数理生態学における基本的な問題の一つは,個体群密度の時間的,空間的な挙動を様々な種 間関係の中で解明することにより現実の生態系を理解することである([7],[9]参照).生態系に おける基本的な種間関係は,競争,共生,捕食者と餌食関係の3つであり,複雑な生態系はこれ らの基本関係が複雑多様に組み合わさって構成されている.したがって,これら3つの基本関 係の本質を正確に理解することが生態系の研究にとって必要不可欠である.2種系に対しては, これまでの研究でほぼその全体が明らかにされているが,3種系以上については,現在も多くの 研究が進行中である.実際,2種競争系においては全ての解が平衡点に収束し,捕食者と餌食 関係でみられるような周期極限軌道は存在しないことが解っている.しかしながら,3種競争 系では,2種競争系で見られなかった周期極限軌道が現れ,またヘテロクリニックサイクルが 存在することも良く知られている(例えば[14]参照).さらに,一般の3種モデルではストレ ンジアトラクターにおけるカオスなど非常に複雑な挙動を見せることが確認されており,2種 系と3種系の間には解の多様性において大きな違いがあることが明らかにされている.

近年, Petrovskii and Malchow [10, 11] および Petrovskii et al. [12] は, Holling 型の捕食者と餌食 2 種反応拡散モデルと Lotka-Volterra 型 3 種競争反応拡散モデルにおいて, 個体群の開放空間へ の侵入を記述する解が同様な挙動(進行波の形成とその崩壊, そしてその後のカオス的な振動の

24 町田 憲彦・細野 雄三

発生)をすることを数値実験で示した.この結果は,2種捕食者と餌食系と3種 Lotka-Volterra 競争系がそのダイナミックスにおいて関係があることを強く示唆している.実際,Smale [13] や Hirsch [4] により n 次元競争力学系は(n-1) 次元力学系に帰着できることが示されている.本論 文の目的は,3種 Lotka-Volterra 競争系において,周期極限軌道をはじめとする2種捕食者と餌 食系と同様の挙動がどうして現れるのかを数理的に理解することである.数学的に言い換える と,3次元系を具体的にどのようにして2次元系に帰着することが可能であるのか,もし可能 であるなら得られる2次元系はどの様な系なのかを明らかにすることである.

そのために, 我々は, 出発点として解の挙動がすでに明らかにされている対称性をもった巡回行列モデル(May-Leonard モデル[8])を取り上げ既知の結果を説明する.次にこの系に特異 摂動パラメータ εを導入して得られる3種系について,線形化解析により Hopf 分岐が起こるこ とも含めて解の構造を明らかにする.さらに, AUTOを用いて分岐解の大域的構造と安定性に ついて得られた数値的結果を述べる.以上の結果に基づいて,特異摂動法を用いて,共存平衡 点が漸近安定な場合には3種 Lotka-Volterra 競争系は捕食者と餌食モデルに帰着出来る事を形 式的な解析により示す.さらに,3種系に現れるヘテロクリニックサイクルの特異摂動極限で 得られる軌道について数値実験結果を用いて議論する.

2. 3種 Lotka-Volterra 競争系の線形化解析

2.1 基礎方程式と既知の結果

我々の対象とする3種 Lotka-Volterra 競争系とは,時間に対する個体群の変化を表す方程式系

$$\dot{x}_i = F_i(x) = x_i(b_i - (Ax)_i), \ i = 1, 2, 3,$$
(1)

をいう、ここで、

$$x = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \end{pmatrix}, \ b = \begin{pmatrix} b_1 \\ b_2 \\ b_3 \end{pmatrix}, \ A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{pmatrix},$$
(2)

であり, x_i は i 種の個体群密度, $b_i > 0$ は内的自然増加率,行列Aの要素 $a_{ij} \ge 0$ は競争係数である (i, j = 1, 2, 3). a_{ii} を種内競争係数といい自種の増加を抑える働きを表し,また $a_{ij}, i \ne j$ を種間競争係数といい他種の増加を抑える働きを表す.本論文では,求める解 x_i (i = 1, 2, 3) は全て非負,すなわち, $x \in \overline{R}^3_+ \equiv \{x = (x_1, x_2, x_3); x_i \ge 0, i = 1, 2, 3\}$ であるとする.また, \overline{R}^3_+ の内点の集合 $\{x = (x_1, x_2, x_3); x_i > 0, i = 1, 2, 3\}$ を R^3_+ で表す.

May-Leonard は系 (1) が,

$$b = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ 1 \end{pmatrix}, A = \begin{pmatrix} 1 & \alpha & \beta \\ \beta & 1 & \alpha \\ \alpha & \beta & 1 \end{pmatrix},$$

の場合, すなわち,

$$\begin{aligned} \dot{x_1} &= F_1(x) = x_1(1 - x_1 - \alpha x_2 - \beta x_3), \\ \dot{x_2} &= F_2(x) = x_2(1 - \beta x_1 - x_2 - \alpha x_3), \\ \dot{x_3} &= F_3(x) = x_3(1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3), \end{aligned}$$
(3)

を考察した.系(3)はRⁿ₊の境界上の平衡点,

$$O = (0,0,0), P_1 = (1,0,0), P_2 = (0,1,0), P_3 = (0,0,1)$$

と, R³₊の内部平衡点

$$R = \left(\frac{1}{1+\alpha+\beta}, \frac{1}{1+\alpha+\beta}, \frac{1}{1+\alpha+\beta}\right)$$

を持つ.平衡点 P₁, P₂, P₃ はいずれも鞍点であり, 2つの平衡点 P₁ と P₂, P₂ と P₃, P₃ と P₁ を結ぶ ヘテロクリニック軌道がそれぞれ存在する.これら3つのヘテロクリニック軌道を併せてでき る閉曲線をヘテロクリニックサイクルという.

内部平衡点 R でのヤコビ行列 JR を求めると,

$$J_R = -rac{1}{1+lpha+eta} egin{pmatrix} 1 & lpha & eta \ eta & 1 & lpha \ lpha & eta & 1 \end{pmatrix} = -rac{1}{1+lpha+eta}A$$

となる . A についての固有値は計算できて,

$$\lambda = 1 + \alpha + \beta, 1 - \frac{1}{2}(\alpha + \beta) \pm \frac{\sqrt{3}}{2}(\alpha - \beta)i$$

となる.よって JR の固有値は,

$$\lambda = -1, \frac{2 - (\alpha + \beta) \pm \sqrt{3}(\alpha - \beta)i}{2(1 + \alpha + \beta)}$$

となり, $\alpha + \beta - 2$ の符号により平衡点 *R*の安定性が変わることが解る.このとき解の挙動のパラメータ依存性は図1で与えられる.そして,次の補題が成り立つ.

補題 1 (May-Leonard [8], Zang-Chen [15]) $0 < \beta < 1 < \alpha$, もしくは $0 < \alpha < 1 < \beta$ とする. そのとき, R^3_+ を出発した (3)の解軌道は,

(a) $\alpha + \beta < 2$ のとき, $t \rightarrow \infty$ とすると平衡点 R に収束する,



(b) $\alpha + \beta = 2$ のとき,全て周期解となる.

(c) $\alpha + \beta > 2$ のとき, $t \rightarrow \infty$ とするとヘテロクリニックサイクルに近づく.

(図2-図4参照).

注意1 補題1より May-Leonard 系 (3) では, リミットサイクルは現れないことがわかる.

以後,本論文全体を通して,

$$0 < \beta < 1 < \alpha, \tag{4}$$

を常に仮定する.さらに,簡単のため,内部平衡点Rが(1,1,1)となるように変数変換すると,

系(3)は

$$\dot{x}_i = F_i(x) = x_i(A(1-x))_i , \qquad (5)$$

と書き換えられる([14] Proposition 3.1 参照). ここで,上式の1は縦ベクトル(1,1,1)を表している.また,

$$\det A = -\det(J_R) = (1 + \alpha^3 + \beta^3 - 3\alpha\beta) > 0,$$
(6)

が成り立つことを注意しておく.さて,我々は,系(5)にパラメータ ε を導入し,係数行列Aを $A(\varepsilon)$ で置き換えた新しい系

$$\dot{x}_i = F_i(x) = x_i(A(\varepsilon)(1-x))_i, \ i = 1, 2, 3,$$
(7)

を考える.ここで,

$$A(\varepsilon) = TA = \begin{pmatrix} 1 & \alpha & \beta \\ \beta & 1 & \alpha \\ \varepsilon \alpha & \varepsilon \beta & \varepsilon \end{pmatrix}, \ T = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & \varepsilon \end{pmatrix},$$

である.

以下,本節の残りの部分で,パラメータ ε を $0 < \varepsilon < \infty$ の範囲で変化させたとき,系(7)の平 衡点 Q の性質がどのように変化するかを線形化解析により考察する.ところで,Zeeman [8]は,系(7)も含めて一般的な3種 Lotka-Volterra 競争系(1),(2)を対象として,解の挙動をヌルクラインの位置関係に着目して 33 個の場合に分類し,各場合(ヌルクラインクラスという)ごとにどのような解が現れるかを調べた.我々の場合はそこでのヌルクラインクラス 27 の場合に対応するが,その場合にはHopf 分岐が起こる可能性が述べられているが,実際にどのような条件の下で起るかは議論されていない.我々の結果は,方程式に現れる係数により Hopf 分岐を含めた平衡点の性質を厳密に明らかにしたものである.

2.2 平衡点 R での線形化解析

系 (7)の平衡点 R でのヤコビ行列 J_R は行列 $-A(\varepsilon)$ に等しいことに注意する.行列 $A(\varepsilon)$ の固 有値は次の3次式の解で与えられる.

$$F(\lambda,\varepsilon) \equiv \det(A(\varepsilon) - \lambda \mathbf{I}) = -\lambda^3 + (2+\varepsilon)\lambda^2 + (\alpha\beta - 1)(1+2\varepsilon)\lambda + \varepsilon(1+\alpha^3 + \beta^3 - 3\alpha\beta) = 0.$$
(8)

まず ε の 0 近傍と ε の ∞ 近傍での $A(\varepsilon)$ の固有値を調べよう.

(i) 0 < ε ≪ 1 のとき

(8) において $\varepsilon = 0$ と置くと,

$$F(\lambda, 0) = -\lambda \left\{ (1 - \lambda)^2 - \alpha \beta \right\} = 0,$$

となり,その解は $\lambda_1 = 0, \lambda_{\pm} = 1 \pm \sqrt{\alpha\beta}$ となる.ここで,仮定(4)より, $\lambda_+ = 1 + \sqrt{\alpha\beta} > 0$ である. $F(\lambda_1, 0) = 0, F_{\lambda}(\lambda_1, 0) = \alpha\beta - 1$ だから,陰関数定理により, $\alpha\beta - 1 \neq 0$ ならば,十分小さい ϵ_0 に対して,区間 $0 \le \epsilon < \epsilon_0$ で定義された関数 $\lambda_1(\epsilon)$ で, $F(\lambda_1(\epsilon), \epsilon) \equiv 0, \lambda_1(0) = \lambda_1$ となるものがただ一つ存在し,さらに, $\frac{d\lambda_1}{d\epsilon}(0) = \frac{1+\alpha^3+\beta^3-3\alpha\beta}{1-\alpha\beta}$ となることがわかる.したがって,十分小さい ϵ_0 に対して,

$$\lambda_1(\varepsilon) = \varepsilon \cdot rac{1 + lpha^3 + eta^3 - 3lphaeta}{1 - lphaeta} + o(\varepsilon) > 0,$$

が成り立つ.同様にして, $\alpha\beta$ -1 \neq 0 のとき, $0 \leq \varepsilon \ll 1$ に対して,(8)は解 $\lambda_{\pm}(\varepsilon) = 1 \pm \sqrt{\alpha\beta} + o(1)$ を持つことがわかる.

以上の表現より, $1 - \alpha\beta > 0$ のとき, $0 < 1 - \sqrt{\alpha\beta} < 1 + \sqrt{\alpha\beta}$ だから, 十分小さい ε に対 して $0 < \lambda_1(\varepsilon) < \lambda_-(\varepsilon) < \lambda_+(\varepsilon)$ が成り立つ.したがって,固有値はすべて正となり,平衡点 R は安定であることがわかる. $1 - \alpha\beta < 0$ のときには, $1 - \sqrt{\alpha\beta} < \lambda_1 < 0 < 1 + \sqrt{\alpha\beta}$ だから, $\lambda_-(\varepsilon) < \lambda_1(\varepsilon) < 0 < \lambda_+(\varepsilon)$ が成り立ち,1つの正の固有値と2つの負の固有値を持つ.したがって,平衡点 R は鞍点となり,不安定である.

(ii) $\varepsilon \gg 1$ のとき

(8)の両辺を ε で割り, $\sigma = \frac{1}{\varepsilon}$ とおくと, (8)は,

$$G(\lambda,\sigma) \equiv -\sigma\lambda^3 + (1+2\sigma)\lambda^2 + (2+\sigma)(\alpha\beta - 1)\lambda + (1+\alpha^3 + \beta^3 - 3\alpha\beta) = 0, \tag{9}$$

となる. $\sigma = 0$ とおくと,

$$G(\lambda,0) = \lambda^2 + 2(\alpha\beta - 1)\lambda + (1 + \alpha^3 + \beta^3 - 3\alpha\beta) = 0$$

となり,共役複素解

$$\lambda_{\pm,0} = 1 - \alpha \beta \pm \sqrt{(\alpha^2 - \beta)(\alpha - \beta^2)}i$$

をもつことがわかる.したがって,解の係数に対する連続性から,十分小さい σ_0 が存在して,区間 $0 \le \sigma < \sigma_0$ で定義された複素数値関数 $\lambda_{\pm}(\sigma)$ で, $G(\lambda_{\pm}(\sigma),\sigma) \equiv 0, \lambda_{\pm}(\sigma) = \lambda_{\pm,0} + o(1)$ となるものがそれぞれただ一つ存在する.(9)の実数解を $\lambda_1(\sigma)$ とすると,解と係数の関係より,

$$\lambda_1(\sigma) = \frac{1 + \alpha^3 + \beta^3 - 3\alpha\beta}{\sigma\lambda_+(\sigma)\lambda_-(\sigma)} = \frac{1}{\sigma}(1 + o(1))$$

が成り立つ.

以上の結果より,十分大きい ε に対して, $1 - \alpha\beta > 0$ のとき, $Re(\lambda_{\pm}(\frac{1}{\varepsilon})) > 0$ となり, $A(\varepsilon)$ は 実部が正の複素共役な固有値と正の実固有値を持つから,平衡点 R は安定である. $1 - \alpha\beta < 0$ の時, $Re(\lambda_{\pm}(\frac{1}{\varepsilon})) < 0$ となり,実部が負の複素共役な固有値と正の実固有値を持つから,平衡点 R は不安定である.

以上をまとめると次の補題が得られる.

補題2 十分小さい正数 δ_0 が存在して, $0 < \varepsilon < \delta_0$ もしくは $\frac{1}{\delta_0} < \varepsilon$ を満たす任意の ε に対して, 平衡点Rは, $1 - \alpha\beta < 0$ のとき不安定, $1 - \alpha\beta > 0$ のとき安定である.

次に,上記以外の ε の値に対する平衡点 R の安定性を調べよう.補題 1,2 より,それぞれ, $\alpha + \beta = 2$ および $\alpha\beta = 1$ で平衡点 R の安定性が変化することがわかった.したがって, α,β の 値に応じてパラメータ空間 (α,β)を4つの領域に分け,それぞれの領域で線形化解析を行う(図 5 参照).

以下では,固有多項式 $F(\lambda, \varepsilon)$ を簡単のため $f(\lambda)$ と書く. すなわち,

$$f(\lambda) = -\lambda^3 + (2+\varepsilon)\lambda^2 + (\alpha\beta - 1)(1+2\varepsilon)\lambda + \varepsilon(1+\alpha^3 + \beta^3 - 3\alpha\beta)$$
(10)

とする.固有方程式

$$f(\lambda) = 0 \tag{11}$$

の3つの根を λ_i (i = 1, 2, 3)と表すと, (10)と解と係数の関係より,

$$\begin{cases} \lambda_1 + \lambda_2 + \lambda_3 = \varepsilon + 2 > 0\\ \lambda_1 \lambda_2 + \lambda_2 \lambda_3 + \lambda_1 \lambda_3 = (1 - \alpha \beta)(1 + 2\varepsilon)\\ \lambda_1 \lambda_2 \lambda_3 = \varepsilon (1 + \alpha^3 + \beta^3 - 3\alpha \beta) = \varepsilon \det A > 0 \end{cases}$$
(12)

が得られる.明らかに f(0) > 0 が成り立つ.

1



2.2.1 領域 (a): $\alpha + \beta < 2$

領域 (a) では $\alpha + \beta < 2$ だから,明らかに $\alpha\beta - 1 < 0$ が成り立つことを注意しておく.

f(0) > 0 だから,もし $f(2+\varepsilon) < 0$ ならば,(11) は区間 $(0,2+\varepsilon)$ の中に実解を持つ.それを λ_1 で表す.そのとき,(12)より, $\lambda_2+\lambda_3 = \varepsilon+2-\lambda_1 > 0$, $\lambda_2\lambda_3 = \frac{\varepsilon \det A}{\lambda_1} > 0$ が成り立ち,(11)は,全て正の実解を持つか,1つの正の実解と正の実部を持つ複素共役解を持つかのいずれかである.すなわち, $f(2+\varepsilon) < 0$ が成り立てば,平衡点Rは安定であることがわかる.以下で, $f(2+\varepsilon) < 0$ を示そう.

(10)より,

$$f(2+\varepsilon) = (\alpha\beta - 1)(2+\varepsilon)(1+2\varepsilon) + \varepsilon \det A$$

= 2(\alpha\beta - 1)\varepsilon^2 + {5(\alpha\beta - 1) + \deta 4}\varepsilon + 2(\alpha\beta - 1)
= -2(1-\alpha\beta)(\varepsilon - \varepsilon_\mu)^2 + D,

となる.ここで,

$$\varepsilon_{\mu} = \frac{5(\alpha\beta - 1) + \det A}{4(1 - \alpha\beta)}, \quad D = \frac{(5(\alpha\beta - 1) + \det A)^2 - 16(\alpha\beta - 1)^2}{8(1 - \alpha\beta)}$$

である.したがって, $f(2+\varepsilon)$ は上に凸の ε の2次式で, $\varepsilon = \varepsilon_{\mu}$ のとき,最大値Dをとる. $\varepsilon_{\mu} > 0$ のとき,つまり, $5(\alpha\beta - 1) + \det A > 0$ のとき,

$$D \mathcal{D} \mathcal{D} \mathcal{F} = \{5(\alpha\beta - 1) + \det A\}^2 - 16(\alpha\beta - 1)^2$$
$$= (5(\alpha\beta - 1) + \det A + 4(1 - \alpha\beta))(\alpha + \beta - 2)\left\{\left(\alpha - \frac{\beta}{2}\right)^2 + \frac{3}{4}\beta^2 + 2(\alpha + \beta)\right\} < 0$$

となり, $\epsilon_{\mu} > 0$ のとき,すべての $\epsilon > 0$ に対して $f(2+\epsilon) < 0$ が成り立つ.一方, $\epsilon_{\mu} \le 0$ のとき, $f(2) = 2(\alpha\beta - 1) < 0$ より,すべての $\epsilon > 0$ に対して $f(2+\epsilon) < 0$ は明らか.よって,任意の $\epsilon > 0$ に対して, $f(2+\epsilon) < 0$ であることが示せた.

補題3 $\alpha + \beta < 2$ とする.そのとき,任意の $\varepsilon > 0$ に対して平衡点Rは安定である.

実際 $\alpha = 1.1$, $\beta = 0.8$ の場合に, ε を変化させたときの行列 $A(\varepsilon)$ の複素固有値を数値計算に より求めて,その実部を表したのが図6である.横軸は ε ,縦軸は $Re(\lambda_{2,3})$ である.以下,図6, 7,8,10においては,座標軸は全て同じである.数値計算結果より,このときつねに $Re(\lambda_{2,3}) > 0$ となり,平衡点 R が安定であることが確かめられた.

2.2.2 領域(b): $\alpha + \beta = 2$

(10) に $\beta = 2 - \alpha$ を代入して β を消去すると,

$$f(\lambda) = -\lambda^3 + (2+\varepsilon)\lambda^2 - (\alpha-1)^2(1+2\varepsilon)\lambda + 9\varepsilon(\alpha-1)^2$$



となる.簡単な計算により,

$$f(2+\varepsilon) = -(\alpha-1)^2(2+\varepsilon)(1+2\varepsilon) + 9\varepsilon(\alpha-1)^2 = -(\alpha-1)^2(\varepsilon-1)^2$$

と表される.したがって, $\varepsilon=1$ で $f(2+\varepsilon)=f(3)=0,$ $\varepsilon\neq1$ に対して $f(2+\varepsilon)<0$ となるから,次の補題が成り立つ.

補題 4 $\alpha + \beta = 2$ とする.そのとき, $\varepsilon \neq 1$ に対して,平衡点 *R* は安定である. $\varepsilon = 1$ のとき, *J_R*の固有値は, $-3, \pm \sqrt{3}(\alpha - 1)i$ である.

 $\alpha = 1.2, \beta = 0.8$ の場合の数値計算結果が図 7 である.確に,領域 (b) では $\varepsilon = 1$ の時に $Re(\lambda_{2,3}) = 0$ となり,それ以外の ε の場合については $Re(\lambda_{2,3}) > 0$ となることがわかった.

2.2.3 領域 (c): $\alpha + \beta > 2, \alpha\beta < 1$

固有方程式 (11) が実数解 λ_1 と純虚数解 $\lambda_2 = \omega i, \lambda_3 = -\omega i$ を持つときの ε の値を求める.このとき,解と係数の関係より,

$$\begin{cases} \lambda_1 = 2 + \varepsilon, \\ -\omega^2 = (\alpha\beta - 1)(2\varepsilon + 1), \\ (2 + \varepsilon)\omega^2 = \varepsilon \det A, \end{cases}$$
(13)

が成り立つ.したがって, $(1 - \alpha\beta)(2 + \varepsilon)(2\varepsilon + 1) = \varepsilon \det A$ を満たす ε が求まれば, その ε に対して上式により $\lambda_1 \ge \omega$ を決定すると, $\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3$ が(11)の解となる.そこで, $g(\varepsilon) = (\alpha\beta - 1)(2 + \varepsilon)$



 ϵ) $(2\epsilon+1)+\epsilon$ detAとおいて, $g(\epsilon)=0$ を満たす ϵ を調べる. $g(\epsilon)$ は整理すると,

$$g(\varepsilon) = 2(\alpha\beta - 1)\varepsilon^2 + \{5(\alpha\beta - 1) + \det A\}\varepsilon + 2(\alpha\beta - 1)$$

となる.ここで, $g(\varepsilon) = 0$ の解を ε_{\pm} とすると,

$$\begin{cases} \varepsilon_{\pm} = \frac{(5(\alpha\beta - 1) + \det A) \pm \sqrt{D_1}}{4(1 - \alpha\beta)}, \\ D_1 = \{5(\alpha\beta - 1) + \det A\}^2 - 16(\alpha\beta - 1)^2, \end{cases}$$
(14)

である.そこで, ε_{\pm} が正の実数であることを示そう. $D_1 = (\alpha\beta - 1 + \det A)(9(\alpha\beta - 1) + \det A)$ と書ける.ところで,

$$\det A + 9(\alpha\beta - 1) = \alpha^3 + \beta^3 + 6\alpha\beta - 8$$
$$= (\alpha + \beta - 2) \left\{ (\alpha + \beta + 1)^2 + 3(1 - \alpha\beta) \right\} > 0$$

が成り立つことに注意する . $\alpha\beta - 1 < 0$ だから , 明らかに

$$0 < 9(\alpha\beta - 1) + \det A < 5(\alpha\beta - 1) + \det A < \alpha\beta - 1 + \det A$$

となる.したがって, $0 < D_1 < (5(lphaeta - 1) + \det A)^2$ だから, ϵ_{\pm} の表現 (14) より, $0 < \epsilon_- < \epsilon_+$ であることがわかった.

よって, $f(\lambda) = 0$ が1つの実数解と純虚数解を持つのは, $\varepsilon = \varepsilon_{\pm}$ のときに限ることがわかった.さらに,すべての $\varepsilon > 0$ に対して $f(\lambda) = 0$ は $\lambda = 0$ を解として持たず,固有値が虚軸を横切るのは $\varepsilon = \varepsilon_{\pm}$ のときだけであるから,補題2の結果と合わせると,次の補題が得られる.

補題 5 $\alpha + \beta > 2, \alpha \beta < 1$ とする、平衡点 *R* は, $0 < \varepsilon < \varepsilon_{-}$ もしくは $\varepsilon > \varepsilon_{+}$ のとき安定であり, $\varepsilon_{-} < \varepsilon < \varepsilon_{+}$ のとき不安定である、ここで, ε_{\pm} は(14)で与えられる.

次に, $\varepsilon = \varepsilon_{\pm}$ で Hopf 分岐が起きること証明する. $\mu(\varepsilon) = Re(\lambda_{2,3}(\varepsilon)), \omega(\varepsilon) = Im(\lambda_{2,3}(\varepsilon))$ とおく. そのとき, $\mu(\varepsilon_{\pm}) = 0, \omega(\varepsilon_{\pm}) \neq 0$ である. ところで, Hopf 分岐が起きることを示すには $\frac{d\mu}{d\varepsilon}(\varepsilon_{\pm}) \neq 0$ を示せば十分である([1], [5]参照).

 $f(\lambda)$ を ε で微分すると,

$$\frac{d\lambda}{d\varepsilon} = -\frac{\lambda^2 + 2(\alpha\beta - 1)\lambda + \det A}{-3\lambda^2 + 2(2+\varepsilon)\lambda + (\alpha\beta - 1)(2\varepsilon + 1)}$$

となる . $\frac{d\mu}{d\varepsilon}(\varepsilon_{\pm}) = Re\left(\frac{d\lambda_{2,3}}{d\varepsilon}(\varepsilon_{\pm})\right)$ を計算すると ,

$$\frac{d\mu}{d\varepsilon}(\varepsilon_{\pm}) = -\frac{(\det A - \omega^2) \left\{ 3\omega^3 + (\alpha\beta - 1)(2\varepsilon_{\pm} + 1) \right\} + 4(\alpha\beta - 1)(2 + \varepsilon_{\pm})\omega^2}{\left\{ 3\omega^2 + (\alpha\beta - 1)(2\varepsilon_{\pm} + 1) \right\}^2 + 4(2 + \varepsilon_{\pm})\omega^2}$$

と求まる . ここで $\omega^2=(1-lphaeta)(2\epsilon_{\pm}+1)=rac{\epsilon_{\pm}\det A}{2+\epsilon_{\pm}}$ だから ,

$$\begin{split} \frac{d\mu}{d\varepsilon}(\varepsilon_{\pm}) &= K \cdot (\varepsilon_{\pm} - 1) \\ K &= \frac{1}{\varepsilon_{\pm}} \cdot \frac{4(1 - \alpha\beta)^2 (2\varepsilon_{\pm} + 1)(\varepsilon_{\pm} + 1)}{\left\{ 3\omega^2 + (\alpha\beta - 1)(2\varepsilon_{\pm} + 1) \right\}^2 + 4(2 + \varepsilon_{\pm})\omega^2} > 0. \end{split}$$

ここで, *ɛ*_±の表現 (14) をそれぞれ上の式に代入すると,

$$\begin{aligned} \frac{d\mu}{d\varepsilon}(\varepsilon_{+}) &= K \cdot (\varepsilon_{+} - 1) \\ &= \frac{K}{4(1 - \alpha\beta)} (-9(1 - \alpha\beta) + \det A + \sqrt{D}) \end{aligned}$$

が成り立つ.したがって, $9(lphaeta-1)+\det A>0$ だから, $rac{d\mu}{d\epsilon}(\epsilon_+)>0$ となる.また,

$$\begin{aligned} \frac{d\mu}{d\varepsilon}(\varepsilon_{-}) &= K \cdot (\varepsilon_{-} - 1) \\ &= \frac{K}{4(1 - \alpha\beta)} (-9(1 - \alpha\beta) + \det A - \sqrt{D}) \\ &= \frac{K}{4(1 - \alpha\beta)} \cdot \sqrt{9(\alpha\beta - 1) + \det A} \left\{ \sqrt{9(\alpha\beta - 1) + \det A} - \sqrt{\alpha\beta - 1 + \det A} \right\} < 0 \end{aligned}$$

が得られる.以上より,次の補題が成り立つ.

補題6 $\alpha + \beta > 2$, $\alpha \beta < 1$ とする.そのとき,

$$\frac{d\mu}{d\varepsilon}(\varepsilon_{+}) > 0, \quad \frac{d\mu}{d\varepsilon}(\varepsilon_{-}) < 0$$

が成り立つ.したがって,十分小さい任意の正数 δ_{\pm} に対して, $|\bar{\epsilon}_{\pm} - \epsilon_{\pm}| < \delta_{\pm}$ を満たす $\bar{\epsilon}_{\pm}$ があって,この $\bar{\epsilon}_{\pm}$ に対して周期解が存在する.ここで, ϵ_{\pm} は(14)で与えられる.

領域 (*c*) に属するように, $\alpha = 1.21$, $\beta = 0.8$ と取り数値計算により固有値を求めた結果が図 8 である. $Re(\lambda_{2,3}) = 0$ となる ε が 2 個存在し, 平衡点 $R \operatorname{lk} Re(\lambda_{2,3}) > 0$ のとき安定, $Re(\lambda_{2,3}) < 0$ のとき不安定であることが確かめられた.

さて,次の問題は分岐した周期解の追跡とその安定性を調べることであるが,解析的には難 しいので,ソフトウェア AUTOを用いて調べた.その実行結果が図9である.横軸は ε ,縦軸は L_2 -norm を表している.なお,図中に描かれているマークは,





実線:安定平衡解,破線:不安定平衡解,白丸:不安定周期解,黒四角:Hofp 分岐点, である.

AUTO の結果より,領域 (c) においては安定な周期解は存在せず,不安定な周期解のみ存在することがわかった.したがって, $\varepsilon = \varepsilon_{\pm}$ は subcritical Hopf 分岐点であることがわかる.

2.2.4 領域 (d): *α*β > 1 および領域 (e): *α*β = 1

この場合は,[2] と[14] でも明らかにされているが,直接証明しておく. $A(\varepsilon)$ の固有多項式 (10) において, $\lambda = 2 + \varepsilon$ と置くと,

$$f(2+\varepsilon) = (\alpha\beta - 1)(2+\varepsilon)(1+2\varepsilon) + \varepsilon \det A$$

であり, $\alpha\beta \ge 1$ より,明らかに $f(2+\varepsilon) > 0$ である.したがって,(11) は $2+\varepsilon$ より大きい実解を持つ.それを λ_1 とする.そのとき,解と係数の関係(12)より, $\lambda_2+\lambda_3 = \varepsilon+2-\lambda_1 < 0$, $\lambda_2\lambda_3 = \frac{\varepsilon \det A}{\lambda_1} > 0$ が成り立つ.もし, $\lambda_2 \ge \lambda_3$ が実ならば,共に負となり,複素共役ならその実部は負となる.それ故,平衡点 *R* は不安定となる.

補題7 $\alpha\beta \ge 1$ とする.そのとき,任意の $\varepsilon > 0$ に対して,平衡点Rは不安定である.

 $\alpha = 1.3, \beta = 0.8$ に対する固有値の数値計算結果が図 10 である.確に $\varepsilon > 0$ に対して $Re(\lambda_{2,3}) < 0$ となり,平衡点 R は不安定であることを示している.

3. 3種 Lotka-Volterra 競争系の特異摂動解析

3.1 特異摂動法

ここでは,系(7)に等価な May-Leonard 系に直接摂動パラメータ σを導入した系

$$\begin{aligned} \dot{x_1} &= F_1(x) = x_1(1 - x_1 - \alpha x_2 - \beta x_3), \\ \dot{x_2} &= F_2(x) = x_2(1 - \beta x_1 - x_2 - \alpha x_3), \\ \sigma \dot{x_3} &= F_3(x) = x_3(1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3), \end{aligned}$$
(15)

を考える.ここで, $\sigma = \frac{1}{\varepsilon}$ であり, $0 \le \sigma \ll 1$ とする. $\sigma = 0$ とおいて,系(15)を1次元低い系に帰着し,その系に基づいて3種系の解の挙動を理解することが本節の目的である.本節ではさらに,

$$\alpha\beta \neq 1$$
 (16)

を仮定する.

系 (15) で x_3 に対する方程式において $\sigma = 0$ とすると,

$$x_3(1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3) = 0 \tag{17}$$

となる.上式をx3 について解くと,2つの解

$$x_3 = h_0(x_1, x_2) \equiv 0, \quad x_3 = h_1(x_1, x_2) \equiv 1 - \alpha x_1 - \beta x_2,$$
 (18)

が得られる.ところで, $x_3 \ge 0$ だから, $\beta x_3 = h_1(x_1, x_2)$ が意味を持つのは,領域 $Q_{II} = \{(x_1, x_2); x_1 \ge 0, x_2 \ge 0, 1 - \alpha x_1 - \beta x_2 \ge 0\}$ においてのみである.そこで, $Q_I = \{(x_1, x_2); x_1 \ge 0, x_2 \ge 0, 1 - \alpha x_1 - \beta x_2 < 0\}$ とし,上の2つの解を用いて,連続な関数

$$x_3 = h(x_1, x_2) = \begin{cases} 0, & (x_1, x_2) \in Q_I, \\ 1 - \alpha x_2 - \beta x_3, & (x_1, x_2) \in Q_{II}, \end{cases}$$
(19)

を定義する.これらの3つの関数を系(15)の最初の2つの式に代入すると, x1 と x2 に対する 微分方程式がそれぞれ得られる.これらの方程式は外部方程式と呼ばれる.以下で,3つの外 部方程式の解を考察する.

3.2 外部方程式 [I]: $x_3 = h_0(x_1, x_2)$ の場合 $x_3 = h_0(x_1, x_2)$ のとき,つまり $x_3 = 0$ の場合系(15)は

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = x_1(1 - x_1 - \alpha x_2), \\ \frac{dx_2}{dt} = x_2(1 - \beta x_1 - x_2), \end{cases}$$
(20)

に帰着する.この系は2種 Lotka-Volterra 競争系に他ならない. $\bar{R}^2_+ \equiv \{(x_1, x_2); x_i \ge 0, i = 1, 2\}$ に属する系 (20)の平衡点を求めると,仮定 (4) より

$$O = (0,0), P_1 = (1,0), P_2 = (0,1),$$

となる.これら3つの平衡点 O, P_1, P_2 はそれぞれ不安定結節点,鞍点,安定結節点となる. $R^2_+ \equiv \{(x_1, x_2); x_i > 0, i = 1, 2\}$ に属する初期値を持つ解軌道はすべて, $t \to \infty$ のとき $P_2 = (0, 1)$ に収束する.

3.3 外部方程式 [II]:
$$x_3 = h_1(x_1, x_2)$$
 の場合
 $x_3 = h_1(x_1, x_2) = 1 - \alpha x_1 - \beta x_2$ の場合,系 (15) は

$$\begin{cases}
\frac{dx_1}{dt} = x_1(1 - \beta - (1 - \alpha \beta)x_1 - (\alpha - \beta^2)x_2), \\
\frac{dx_2}{dt} = x_2(-(\alpha - 1) + (\alpha^2 - \beta)x_1 - (1 - \alpha \beta)x_2),
\end{cases}$$
(21)

に帰着される.ここで,

$$\gamma_1 = 1 - \beta, \ \gamma_2 = \alpha - 1, \ \beta_1 = \alpha - \beta^2, \ \beta_2 = \alpha^2 - \beta, \ \alpha_1 = 1 - \alpha \beta$$

とおくと, 仮定(4)より

$$\gamma_1 > 0, \ \gamma_2 > 0, \ \beta_1 > 0, \ \beta_2 > 0$$

となる. すなわち, (21) は2種 Lotka-Volterra 捕食者と餌食系

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = x_1(\gamma_1 - \alpha_1 x_1 - \beta_1 x_2), \\ \frac{dx_2}{dt} = x_2(-\gamma_2 + \beta_2 x_1 - \alpha_1 x_2), \end{cases}$$
(22)

となる.

平衡点は,

$$O = (0,0), \quad P_1 = \left(\frac{\gamma_1}{\alpha_1}, 0\right), \quad P_2 = \left(-\frac{\gamma_2}{\alpha_1}, 0\right), \quad R = (x_1^*, x_2^*),$$
$$(x_1^*, x_2^*) = \left(\frac{\beta_1 \gamma_2 + \alpha_1 \gamma_1}{\alpha_1^2 + \beta_1 \beta_2}, \frac{\beta_2 \gamma_1 - \alpha_1 \gamma_2}{\alpha_1^2 + \beta_1 \beta_2}\right)$$

である.平衡点*O*は鞍点である.また, α_1 の符号により平衡点 P_1,P_2 のいずれかが \bar{R}^2_+ に属さない.さらに, $R \in \bar{R}^2_+$ が成り立つことを仮定する.そのとき,平衡点の局所的性質は, α_1 の符号に応じて以下のようになる.

(i) $\alpha_1 > 0$ のとき: P_1 は鞍点, R は安定結節点もしくは安定渦状点である.

(ii) $\alpha_1 < 0$ のとき: P_2 は鞍点, R は不安定結節点もしくは不安定渦状点である.

さらに, *R*²₊を出発した系 (22)の解の大域的挙動については次のことが成り立つ. (i)のときは平衡点 *R*が安定だから,軌道は平衡点に収束する.

(ii) のときは平衡点 R が不安定で軌道は無限大に発散する.

また, 系 (22) に対しては $\alpha_1 = 0$ のとき平衡点 R は中立安定となり, 解軌道は初期値に依存した 周期軌道で,相平面は周期解で埋め尽くされることがわかっている.

3.4 外部方程式: $x_3 = h(x_1, x_2)$ の場合

 $x_3 = h(x_1, x_2)$ の場合,系(15)は

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = x_1(1 - x_1 - \alpha x_2 - h(x_1, x_2)) \\ \frac{dx_2}{dt} = x_2(1 - \beta x_1 - x_2 - h(x_1, x_2)) \end{cases}$$
(23)

に帰着される.したがって,領域 Q_I では,2種 Lotka-Volterra 競争系に,領域 Q_{II} では,2種 Lotka-Volterra 捕食者と餌食系にしたがう.この場合も $x_3 = h_1(x_1,x_2)$ の場合と同様,内部平衡 点 Rが存在するとき,その安定性は α_1 の符合で決定される. $\alpha_1 > 0$ のとき Rは安定, $\alpha_1 < 0$ の とき Rは不安定となる.

ところで,平衡点 P_1, P_2 は,それぞれ $P_1 \in Q_I, P_2 \in Q_{II}$ を満たすことを注意する. $P_2 \in Q_{II}$ だから, Q_I を出発した軌道は必ず領域 Q_{II} に入る. Q_{II} に入ると, $\alpha_1 > 0$ とすると Q_{II} では R が安定だから Rに近づく.したがって,このとき,平衡点 Rは R^2_+ で大域的に安定であることが予想される.また, $\alpha_1 < 0$ のときは Rは不安定で軌道は再び領域 Q_I に入る. Q_{II} から Q_I に入った軌道は,平衡点 P_1 と P_2 を結ぶヘテロクリニック軌道を横切ることができないから常に有界





にとどまる.したがって,この場合にはリミットサイクルが現れることが予想される.

実際,軌道の様子を数値計算した結果が図11,12であり,我々の予想と一致した結果を与えている.

4. 常微分系での解の挙動の比較

系 (15) において, ε を十分大きくした場合平衡点の安定性は $1 - \alpha\beta > 0$ のときは安定であり (領域 (a), (b), (c)), また, $1 - \alpha\beta \le 0$ のときは不安定であることがわかった(領域 (d)(e)). そ こで, ε を十分大きくしたときの系 (15) の解の挙動と系 (23) の解の挙動とが一致するかどうか 数値計算により比較検討する.

4.1 平衡点が安定な場合

3 種系において, $1 - \alpha\beta > 0$ で, ε を十分大きくしたとき, 軌道は平衡点に収束する.またそのときの軌道は平面 $1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3 = 0$ 上に乗っていることが解った.図 13 は 横軸を時間, 縦軸を $1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3$ としたときのグラフで, 十分時刻が経過すると $1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3$ の値が 0 に収束しているのがわかり, このとき軌道は平面 $1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3 = 0$ 上に存在する.

また 2 種系においても、1 – $\alpha\beta > 0$ のとき内部平衡点は安定だから、軌道は平衡点に収束する(図 11 参照).またこのとき、十分時刻が経過すると、軌道は領域 Q_{II} に入り平衡点に達する.つまり、2 種系において十分時刻が経過すると力学系は捕食者と餌食モデルとなり、このとき $h(x_1,x_2) \ge 0$ だから、1 – $\alpha x_1 - \beta x_2 - x_3 = 0$ を満たしている.よって 1 – $\alpha\beta > 0$ の場合にお



図 14 領域(a): $\alpha = 1.1$, $\beta = 0.8$, $\varepsilon = 100$

いて2つの力学系は同じ振る舞いを見せることが解った.

図 14 は , $\alpha = 1.1, \beta = 0.8, \varepsilon = 100$ の場合の解軌道の相空間での挙動を表している .

4.2 平衡点が不安定な場合

3 種系において $1 - \alpha\beta < 0$ のとき,平衡点は常に不安定だと解っている.この場合に ε を変 化させると軌道はどの様に変化するかを調べてみた.その結果,軌道はヘテロクリニックサイ クルに近づくことが解った(図15).(0,0,1) \rightarrow (1,0,0)のヘテロクリニック軌道は(1,0,0)近傍 から直線 $1 - \alpha x_1 - x_3 = 0$ に沿って x_3 の個体群密度を減少し, x_1 の個体群密度を増加させながら 移動し, x_3 が十分小さくなると軌道は x_1 軸上に乗り, x_1 の個体群密度を増加させながら平衡 点(1,0,0)に漸近していく.

 $(1,0,0) \rightarrow (0,1,0)$ のヘテロクリニック軌道は平面 $x_3 = 0$ 上を移動する.このとき x_3 の個体群 密度は $\frac{dx_3}{dt} = \varepsilon \cdot h(x_1,x_2) \cdot x_3$ となり ε を十分大きくしても x_3 は指数関数的に 0 に減少するので,この時 x_3 の傾きは限りなく 0 に近いと考えられる.

 $(0,1,0) \rightarrow (0,0,1)$ へのヘテロクリニック軌道は x_2 の個体群密度を減少させ, x_3 の個体群密度を 増加させながら平衡点 (0,0,1) に漸近する.このとき, x_3 の個体群密度は $\frac{dx_3}{dt} = \varepsilon \cdot h(x_1,x_2) \cdot x_3$ で, ε を十分大きいと仮定しているので, x_3 の個体群密度の増加に伴い, 傾き $\frac{dx_3}{dt}$ は急激に増加し, こ のときヘテロクリニック軌道は, 平衡点 (0,1,0) 近傍から離れて瞬時に平面 $1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3 = 0$ に乗り移り, 平面 $1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3 = 0$ に沿って平衡点 (0,0,1) に漸近する.

2種系において, $1 - \alpha\beta < 0$ のとき, 軌道はリミットサイクルになることが予想され, したがって, この場合上のヘテロクリニック軌道に漸近するという 3種系の挙動とは一致しない. その理由は,特異摂動法において, ε を十分大きくしたとき, σx_3 を無視できると仮定した, つ



2 15 $\alpha = 1.3, \beta = 0.8, \varepsilon = 100$

42 町田 憲彦・細野 雄三

まり3種系の解の軌道は常に2つの平面上($x_3 = 0$ の平面と $1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3 = 0$ の平面)に 存在すると仮定したことにある.実際,3種系のヘテロクリニックサイクルにおいて,この2平 面上に軌道が存在しない区間(((0,1,0)の近傍から平面 $1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3 = 0$ への急速な遷移区 間)が存在しその区間については考慮していなかった.それらの挙動も含めた解析は今後の課 題である.

図 15 は, $\alpha = 1.3$, $\beta = 0.8$, $\varepsilon = 100$ の場合の相空間での軌道の様子である.

5. 全体のまとめと今後の課題

我々は May-Leonard モデルに新たにパラメータ ε を導入し,共存平衡点の安定性と分岐構造 を詳しく解析した.その結果,あるパラメータ領域においては Hopf 分岐が起こることを解析的 に示すことが出来た.また数値計算の結果は,我々の考察した系では安定な周期解は存在しな いことを示唆しているが,その厳密な証明はこれからの研究課題である.

また特異摂動法を用いて3種Lotka-Volterra競争系を2種系モデルに書き直した場合,平衡点 が安定な場合については同じ挙動を示す事が確認できた.しかし平衡点が不安定な場合につい ては,3種の力学系と2種の力学系での挙動が一致しなかった.これは特異摂動法における系 の書き換えを行なったとき,2平面上に制限した力学系,すなわち,外部方程式しか考えなかっ たことによる.内部方程式も含めた完全な特異摂動解析は今後の課題である.

さらに,はじめに述べたように,Holling型の捕食者と餌食2種反応拡散モデルとLotka-Volterra型3種競争反応拡散モデルの関係の解明も,難しい問題であるが今後の重要な研究課題である.

参考文献

- [1] S. N. Chow and J. K. Hale, Methods of Bifurcation Theory, New York. Springer-Verlag, 1982.
- C. E. Clark and Thomas G. Hallam, The community matrix in three species community models, J. Math. Biology, 16 (1982) pp. 25–31.
- [3] L. Gardini, R. Lupini, and M. G. Messa, Hopf bifurcation and transition to chaos in Lotka-Volterra eqation, J. Math. Biology, 27 (1989) pp. 259–272.
- [4] Morris W Hirsch, Systems of differential equations which are competitive or cooperative: III. Competing species, Nonlinearity, 1 (1988) pp. 51–71.
- [5] J. K. Hale and H. koçak, Dynamics and Bifurcations, New York. Springer-Verlag, 1991.
- [6] J. Hofbauer and J. W.-H. So, Multiple limit cycles for three dimensional Lotka-Volterra equations, Appl, Math, Lett, 7 (1994) pp. 65–70.
- [7] R. M. May, Stability and Complexity in Model Ecosystem, Princeton, Princeton University Press, 1974.
- [8] R. M. May and W. J. Leonard, Nonlinear aspects of competition between three species, SIAM J. Appl. Math, 29 (1975) pp. 243–253.

- [9] J. D. Murray, Mathematical Biology, New York. Springer-Verlag, 1989.
- [10] S. V. Petrovskii and H. Malchow, A minimal model of pattern formation in a prey-predator system, Mathematical and Computer Modelling, 29 (1999) pp. 49–63.
- [11] S. V. Petrovskii and H. Malchow, Critical phenomena in plankton communities: KISS model revisited, (1998).
- [12] S. V. Petrovskii, K. Kawasaki, F. Takasu and N. Shigesada, Diffusive waves, dynamics stabilization and spatio-temporal chaos in a community of three competitive species, Japan J. Indust. Appl. Math., 18 (2001) pp. 459–481.
- [13] S. Smale, On the differential equations of species in competition, J. Math. Biology, 3 (1976) pp. 5–7.
- [14] M. L. Zeeman, Hopf bifurcation in competitive three-dimensional Lotka-Volterra systems, Dynamics and Stability of Systems, 8 (1993) pp.189–217.
- [15] Xin-an Zhang and Lansun Chen, The global dynamic behavior of the competition model of three species, Journal of Mathematical Analysis and Applications, 245 (2000), pp. 124–141.

The Stability of the Coexistent State of the 3-species Lotka-Volterra Competition Model

Norihiko MACHIDA Yuzo HOSONO

Abstract

This paper considers the May-Leonard 3-species competition system with a singular perturbation parameter. We first discuss the complete picture of the stability of the coexistence steady state of this system, and show the ocurrence of the subcritical Hopf bifurcation with the help of AUTO. We further investigate the relation between the 3-species Lotka-Volterra competition model and the 2-species predator-prey model by the formal singular perturbation analysis and the numerical simulations.

Keywords: 3-species competition model, coexistence, stability, Hopf bifurcation, singular perturbation